

**FONCTIONNEMENT APICAL ET RAMIFICATION
CHEZ QUELQUES FOUGÈRES
DU GENRE *TRICHOMANES* L. (HYMÉNOPHYLLACÉES)**

par R. HÉBANT-MAURI

RÉSUMÉ : Une étude détaillée des recloisonnements dans la région apicale montre que l'initiale tétraédrique est à l'origine de tous les tissus de la plante adulte. Elle produit, de façon rythmique, des segments « vides » et des segments porteurs d'initiations latérales.

Les initiations latérales ont lieu dans les cellules prismatiques proches de l'apicale n'ayant subi qu'une cloison périncline profonde, et caractérisées par un retard dans la segmentation.

Le système à 3 spires phyllotaxiques est le seul compatible avec le fonctionnement d'une cellule à 3 faces de segmentation. La confrontation de ces résultats avec les travaux antérieurs nous incite à généraliser ce schéma au fonctionnement apical des Fougères leptosporangiées à apicale tétraédrique et à phyllotaxie spiralée.

SUMMARY : From a precise study of cell pattern in the apical region of several *Trichomanes* it can be accurately shown that all tissues of the adult plant originate from the tetrahedral apical cell. Each segment cut from the apical cell divides first by a periclinal wall into an inner procambial cell and an outer prismatic cell I. The later divides by anticlinal divisions. After this, another periclinal wall occurs which separates the outer prismatic cell II from additional procambial tissues. Prismatic cell II gives rise to cortical tissues.

The tetrahedral apical cell rhythmically produces empty segments and segments with lateral initiations.

Lateral initiations originate in prismatic cell I whose divisions have been delayed. Oblique anticlinal walls replace the usual periclinal and anticlinal walls, isolating leaf and bud apical cells.

The system of 3 phyllotaxic spirals (parastichies) is the only one compatible with the functioning of an apical cell with three cutting faces (in the case of ferns with a helical arrangement of the leaves).

Broad comparison with work published earlier permits a tentative generalisation of this scheme to the apical pattern in leptosporangiate ferns.

* * *

La ramification des *Trichomanes* a été depuis longtemps étudiée sous ses aspects morphologiques et anatomiques (voir la revue des travaux antérieurs dans HÉBANT-MAURI, 1972). Par contre, aucune étude détaillée du fonctionnement apical de ces Fougères n'a été entreprise jusqu'à présent.

Ce genre renferme des formes à tige grêle et rampante ainsi que des formes à tige épaisse, dressée ou rampante. Chez les premières, le bourgeon est en position latérale par rapport à la feuille correspondante. Il est en position axillaire chez les formes à tige épaisse. Cette dernière disposition

paraît relativement originale chez les Filicales actuelles : ceci nous a également incité à étudier les modalités de sa mise en place au cours du fonctionnement apical.

MATÉRIEL

De nombreux échantillons, de provenances variées, ont été étudiés :
T. radicans Linné : France (Pyrénées occidentales et Bretagne); coll. C. HEBANT, 1970-1971. (Les observations ont porté sur près de 200 apex, prélevés dans ces stations particulièrement riches que sont les puits de Bretagne).

T. giganteum Bory et *T. meifolium* Bory ex Will. Iles de la Réunion (Forêt de Bedour); coll. C. SAUVAGE, 1972.

T. crispum Linné, *T. pinnatum* Hedwig et *T. trollii* Bergdolt. Guyane Française (Saül); coll. R. OLDEMAN, 1971.

T. crispiforme Alston, *T. cupressoides* Desvaux et *T. guineense* Afzelius ex Swartz. Congo Brazzaville (Mayombe); coll. R. HEBANT, 1967, 1968, 1969.

Des échantillons de toutes ces espèces sont déposés à l'herbier de l'Institut Botanique de Montpellier, ainsi qu'au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

MÉTHODES

Le fixateur le plus largement utilisé est le Craff I (SASS, 1958). Le F.A.A. a également été employé parallèlement sur un certain nombre d'échantillons.

La coloration ayant donné les meilleurs résultats est l'Héματοxyline de Regaud, suivie du Vert solide F.C.F. (Fast green F.C.F.) dans l'alcool absolu.

Les inclusions ont été effectuées dans une paraffine à haute température (60°) en raison de la dureté du matériel.

RÉSULTATS

I. — FONCTIONNEMENT APICAL ET MISE EN PLACE DU COMPLEXE LATÉRAL FEUILLE-BOURGEON

I. — FONCTIONNEMENT APICAL

Dans le matériel étudié, l'apex présente toujours une symétrie axiale, qu'il s'agisse de formes rampantes (*T. radicans* et *T. giganteum*) ou de formes dressées (toutes les autres espèces citées).

La cellule apicale tétraédrique est située au centre d'un massif de cellules prismatiques, entouré par les cellules corticales. Sous la cellule apicale et l'ensemble des cellules prismatiques, des petites cellules sont à l'origine de la protostèle centrale : ce sont les cellules procambiales (Pl. 1, fig. 1, 2 et 3).

La cellule apicale, arrivée à son maximum de développement, est aussi large que son dernier segment (Pl. 1, fig. 1; Pl. 2, fig. 9). Elle va alors se diviser en deux cellules nettement dissymétriques (fig. A) : le nouveau segment, de grande taille, et l'apicale, plus petite (Pl. 1, fig. 4). Pendant le laps de temps qui s'écoule entre deux divisions de l'apicale, les segments issus de son fonctionnement se divisent activement (Pl. 1, fig. 4; Pl. 2, fig. 9).

- Le segment S1 passe de 1 à 3 ou 4 cellules;
- Le segment S2 passe de 4 à 12 cellules environ;
- Le segment S3 passe de 12 à une quarantaine de cellules au moins;
- etc.

L'émission des segments par l'apicale d'axe s'effectue suivant une spirale qui se déroule dans un sens dextre ou senestre selon les apex.

Le dernier segment émis par la cellule apicale (c'est-à-dire le plus récent) subit un premier cloisonnement péricline *Cl.p1* (Pl. 1, fig. 3) : ainsi est isolée une partie basale profonde, destinée à constituer du procambium. La partie supérieure du segment va d'abord se cloisonner de façon anticline, pour donner les cellules prismatiques I (Pl. 1, fig. 1 à 3). (La première cloison anticline est radiale. Fig. 6 à 9.) Un deuxième cloisonnement péricline *Cl.p2* profond isole, à l'intérieur de ces cellules, un territoire basal également destiné à constituer du procambium (Pl. 1, fig. 1 à 3). La partie supérieure constitue les cellules prismatiques II. Des cloisonnements périclines et anticlines affectent enfin les cellules prismatiques II : ainsi se constitue la zone corticale (Pl. 1, fig. 1 à 3).

Cette évolution à l'intérieur d'un segment n'est pas synchrone pour toutes les cellules : les cellules proximales sont moins recloisonnées que les cellules distales (Pl. 1, fig. 3). Ce phénomène n'empêche pas une dissymétrie structurale de l'apex. En effet, les segments *S1*, *S2* et *S3*, contigus à l'apicale, sont à des stades de segmentation très différents.

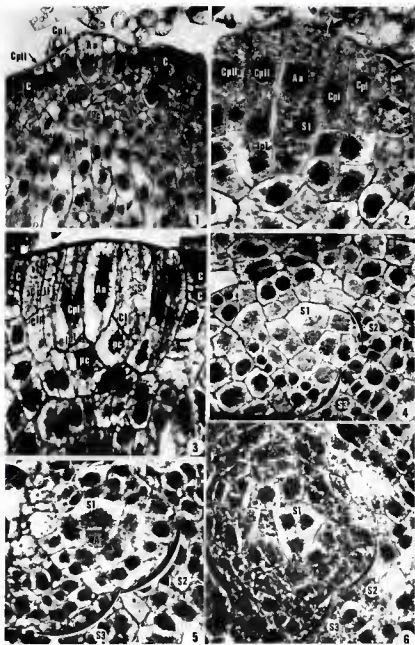
2. — INITIATION DE LA FEUILLE

Les premiers stades de l'initiation foliaire peuvent être facilement reconnus sur coupes longitudinales.

Au sein des cellules dérivées de l'apicale principale et à proximité de celle-ci, une cellule prismatique *I*¹ est divisée par une première cloison anticline oblique *Cl.O1* (Pl. 2, fig. 12). Cette cloison isole deux cellules dissymétriques (cellules *Cs1* et *if2*, Pl. 2, fig. 10). L'ensemble augmente de volume sans que la cellule superficielle *if2* subisse de nouvelles divisions. Au contraire, la cellule *Cs1* ainsi que les cellules environnantes (et tout particulièrement celles comprises entre l'initiale ainsi segmentée et l'apicale d'axe) vont continuer à se diviser (Pl. 2 et 3, fig. 11, 12, etc.).

Dès ce stade, une cellule prismatique I représente l'initiale du futur

1. La cellule prismatique I, dans laquelle a lieu l'individualisation de l'apicale de feuille, est appelée initiale de feuille. De la même façon, la cellule prismatique I, dans laquelle a lieu l'individualisation de l'apicale du bourgeon, est appelée initiale de bourgeon.

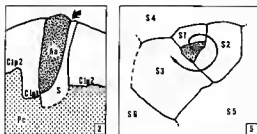


bourgeon axillaire *ib* : située entre l'apicale principale et l'initiale de feuille, elle est contiguë à cette dernière (Pl. 2, fig. 12; Pl. 3, fig. 18). L'individualisation de l'apicale du bourgeon est plus tardive que celle de la feuille, mais son emplacement est déterminé de manière précoce.

L'initiale *if*₂ de l'apicale de feuille va subir un deuxième cloisonnement anticline oblique *Cl*.02 (perpendiculaire au premier lorsqu'on l'observe en coupe transversale : Pl. 3, fig. 13 à 15). Cette cloison individualise l'apicale de feuille proprement dite *Af* (Pl. 3). Cette dernière est donc tétraédrique à son initiation. Ce stade est caractéristique en coupe transversale. Chez *T. radicans* il a toujours été observé dans la moitié postérieure du 4^e segment (Pl. 3, fig. 13 à 15). *L'initiation du complexe latéral est donc liée à la segmentation de l'apicale d'axe.*

Avant tout fonctionnement de l'apicale de feuille, ses cellules sœurs *Cs*₁ et *Cs*₂ se ressegmentent (Pl. 3, fig. 15 à 18). Elles se cloisonnent d'abord en profondeur, de façon péricline, pour isoler du procambium. Celui-ci est en continuité avec le procambium de l'initiale de feuille, et par son intermédiaire, avec celui de la tige.

Quelques différences ont pu être notées entre les espèces. Elles concer-



Pl. 1. — 1, *T. radicans*, C.L. : la cellule apicale *Aa*, très large, est sur le point de donner un nouveau segment. $\times 300$; 2, *T. mesojohm*, C.L. : la cellule apicale *Aa* vient de se segmenter (flèche). La base de l'apicale d'axe est ainsi ramenée au niveau de la première cloison péricline des segments antérieurs. $\times 300$; 3, *T. radicans*, C.L. : le segment *S*₁ a subi sa première cloison péricline *Cl*. *p*₁. Celle-ci paraît d'autant plus haute que le segment est plus jeune. Il en est de même pour la deuxième cloison péricline *Cl*. *p*₂. $\times 300$; 4, *T. radicans*, C.T. : l'apicale d'axe *Aa* est très réduite et vient de donner son premier segment *S*₁. Le segment *S*₂ ne montre que 3 cellules, le segment *S*₃ en montre 16. L'apex est dextre. $\times 300$; 5, *T. radicans*, C.T. : l'apicale d'axe *Aa* est plus grosse que dans la figure 4, et les segments *S*₂ et *S*₃ sont plus recloisonnés. Apex dextre. $\times 300$; 6, *T. crispum*, C.T. : le segment *S*₁ est divisé. Apex dextre. $\times 300$.

Légende des planches photographiques : C.L. = coupe longitudinale; C.T. = coupe transversale; *Aa* = apicale d'axe; *Af* = apicale de feuille; *Ab* = apicale de bourgeon; *f* = feuille; *B* = bourgeon; *s* = segment; *Cl*₁ = cloison oblique; *Cl*₂ = cloison péricline; *if* = initiale de feuille; *ib* = initiale de bourgeon; *pc* = cellule procambiale; *Cs* = cellule sœur; *Cp*₁ et *H* = cellules prismatiques; *C* = cellule corticale; *r* = ressegmentation entre l'apex et le complexe feuille-bourgeon.

Les schémas qui précèdent les légendes des planches photographiques correspondent aux figures de ces planches.

nent l'état de l'initiation dans un segment donné, ainsi que la distance de cette initiation à l'apicale d'axe. C'est ainsi que l'initiation paraît plus précoce chez *T. radicans* que chez toutes les autres espèces étudiées (Pl. 2, fig. 10 et 11).

La segmentation des apex, facilement décelable en coupe transversale, est à peu près superposable chez les différentes espèces (Pl. 1 et 2).

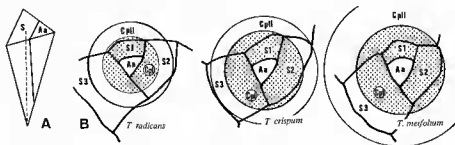
En coupe longitudinale, l'ensemble des cellules prismatiques, de part et d'autre de l'apicale, est d'autant plus important que l'apex est plus large ¹.

Cet élargissement est associé à une légère augmentation du nombre de cellules prismatiques I et II, dont les recloisonnements périclinaux se font un peu plus tardivement ².

Plus une espèce à une tige de diamètre important, plus les anneaux concentriques de cellules prismatiques I et II recouvrent de segments (fig. B).

L'initiation des complexes latéraux a lieu dans les cellules prismatiques *avant* que ne se forme la deuxième cloison périclinale. Ils apparaissent donc au plus tard sur la bordure interne de l'anneau de cellules prismatiques I. D'autre part, on a déjà constaté qu'ils sont toujours situés dans la moitié postérieure d'un segment : dans le cas des apex de grande taille, il s'agit du segment S3. Chez *T. radicans*, l'initiation semble avoir lieu dans le segment S2 (Pl. 2, fig. 12 et fig. B).

Un retard dans la segmentation des *initiales latérales*, par rapport aux cellules qui les entourent, a été constaté. Ce phénomène est amplifié chez



1. Exemple :

	Diamètre de la stèle à 300 μ sous l'apex	Diamètre de l'anneau de cellules prismatiques I Diamètre de l'anneau de cellules prismatiques II
<i>T. radicans</i> (fig. 1)	180 μ	75 μ / 90 μ
<i>T. radicans</i> (fig. 3)	220 μ	80 μ / 127 μ
<i>T. crispum</i>	300 à 350 μ	environ 100 μ / 155 μ
<i>T. mefolium</i>	600 à 700 μ	100 à 115 μ / 170 à 200 μ
<i>T. giganteum</i>		

2. Ce caractère est spécifique. Les variations de taille intraspécifiques observées, parfois très importantes, s'accompagnent d'une simple augmentation de taille de toutes les cellules (fig. 1 et 3, chez *T. radicans*).

les espèces de grande taille, en raison de l'apparition tardive des cloisons périnclines dans les cellules prismatiques I et II. Ainsi, avons-nous pu observer une initiation à une cloison oblique seulement dans un jeune segment S5 (Pl. 2, fig. 11) et des initiations à 2 cloisons obliques dans les segments S5 et S6.

REMARQUES IMPORTANTES

a) Dès les tout premiers stades de l'initiation foliaire, la cellule initiale du bourgeon axillaire est en place, contiguë à la cellule initiale de feuille. *Le bourgeon axillaire, dans tous les cas, est d'origine strictement caulinaire, au même titre que l'initiale de feuille.*

b) Dans l'initiale foliaire, les deux cloisons obliques qui isolent l'apicale de feuille proprement dite se forment en sens inverse des cloisons successives de l'apicale d'axe (« antidromie ») (Pl. 2, fig. 11; Pl. 3, fig. 13 et 15). Une exception a été constatée (Pl. 3, fig. 14), sur une dizaine d'observations.

c) Dans un segment de l'apicale d'axe, la deuxième cloison périncline qui affecte les cellules prismatiques I sépare les potentialités de la cellule profonde et de la cellule prismatique superficielle ainsi isolées. La première évolue en tissu stélique, la deuxième en tissu cortical. Dans ce système, l'absence de cloison périncline 2 au sein des cellules prismatiques, lors de toute initiation, apparaît fondamentale.

d) Du début de la mise en place de l'apicale de feuille et jusqu'à l'entrée en fonctionnement de celle-ci, le procambium sous-jacent est un tissu d'origine caulinaire. *Seuls seront interprétés tel comme tissus foliaires les tissus issus du fonctionnement de l'apicale foliaire.*

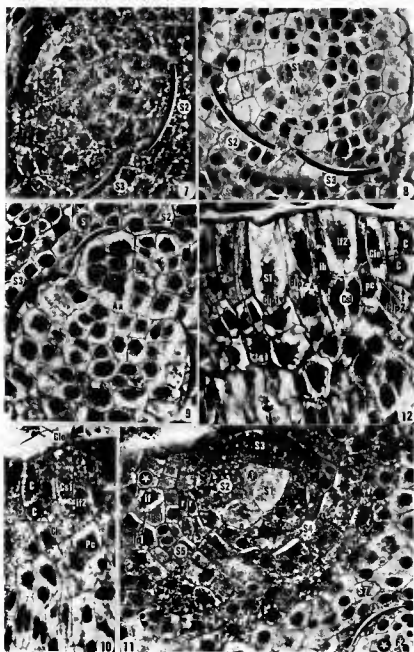
3. — SEGMENTATION DE L'APICALE FOLIAIRE ET INITIATION DU BOURGEON

En même temps que l'apicale foliaire subit ses premiers cloisonnements, l'apicale du bourgeon est individualisée.

a) *L'apicale de feuille* est tétraédrique à son initiation. Son orientation est particulière par rapport à l'apicale d'axe (Pl. 3, fig. 13, 14 et 15). Elle isole ensuite son premier segment S1 contre la cloison oblique Cl.01 (Pl. 4, fig. 19 et 21). Le deuxième segment fait face au premier et le rejoint vers l'avant (= face adaxiale de la future feuille) (Pl. 4, fig. 22; Pl. 5; fig. 23). Du côté abaxial, les deux segments ne sont pas jointifs (Pl. 4, fig. 22; Pl. 5, fig. 24).

Ces deux premières divisions sont fondamentales.

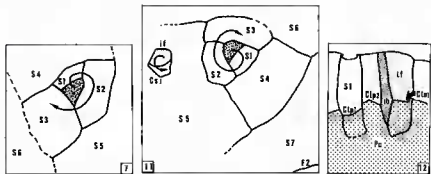
— Elles inaugurent le fonctionnement bifacial de l'apicale foliaire. Son plan de symétrie est maintenant bilatéral, et passe par l'axe de la tige. La feuille est définitivement orientée (Pl. 4, fig. 22), suivant le plan qui prévaut chez les Fougères.



— Les premiers tissus foliaires ainsi formés vont éloigner l'apicale de feuille de l'initiale du bourgeon, jusque-là contiguës. La base des segments foliaires constitue le procambium de la stèle foliaire proprement dite (fig. C).

b) *L'initiale du bourgeon axillaire* est une cellule prismatique I (Pl. 2, fig. 12; Pl. 3, fig. 18; Pl. 5, fig. 25). Elle repose sur la même cloison péricline *Cl.pl.* que l'initiale de feuille : celle du segment dont elles font partie. Cette initiale *ib* paraît généralement un peu plus courte que l'initiale de feuille (Pl. 2, fig. 12; Pl. 3, fig. 18) pour des raisons de courbure propres à tout cloisonnement péricline (l'initiale du bourgeon est plus proche de l'apicale d'axe), ainsi qu'en raison du recloisonnement intense au niveau du procambium.

Cette initiale subit deux cloisons anticlines obliques *Cl.o1* et *Cl.o2* (Pl. 4, fig. 20; Pl. 5, fig. 26 à 28; Pl. 6, fig. 32), qui isolent l'apicale de bourgeon *Ab*. De même que la cloison péricline *Cl.pl.*, ces cloisons obliques 1 et 2 vont se situer légèrement au-dessus de celles de la feuille correspondante (Pl. 5, fig. 28; Pl. 6, fig. 31 et 32). Ces deux cloisonnements obliques se succèdent dans le même sens que ceux de l'apicale d'axe (Pl. 1, fig. 6



Pl. 2. — 7, *T. crispum*, C.T. : le segment *S2* est plus ressegmenté que dans la fig. 6. Apex dextre. $\times 300$; 8, *T. radicans*, C.T. : la segmentation est à peu près au même stade que dans la fig. 7. Ce stade succède à celui de la fig. 5 : ceci permet de suivre la segmentation sur une seule espèce (ici *T. radicans*). Apex senestre. $\times 300$; 9, *T. radicans*, C.T. : l'apicale d'axe *Aa* est énorme, prête à se diviser. Le segment 1 montre 4 cellules. Notons que dans la fig. 4, le segment *S2* ne montrait que 3 cellules. Apex dextre. $\times 300$; 10, *T. crispum*, C.L. tangentielle : 160 μ de l'apicale d'axe, une cellule prismatique I (= l'ensemble *Cs1 + if2*) vient de se diviser par une cloison oblique *Cl.o1*. Celle-ci arrive au niveau des cloisons périclines *Cl.p2* des cellules prismatiques II qui l'enjoutent. Au-dessus de ces cloisons périclines 2, le tissu cortical *C* est déjà individualisé. $\times 300$; 11, *T. crispum*, C.T. : l'initiation de la feuille, à 90 μ de l'apicale d'axe, dans le jeune segment *S5*, peut être identifiée à sa première cloison oblique *Cl.o1*. On peut noter également un début de ressegmentation entre l'initiation et l'apex (*p*). La jeune stèle de la feuille 2 se situe dans le segment *S7*. Apex dextre. $\times 300$; 12, *T. radicans*, C.L. (la coupe est presque radiale, et passe par le segment *S7*). *S1* a subi une cloison péricline, déjà ancienne (1). A 50 μ de l'apicale, l'initiale de feuille montre la base de la cellule-sœur *Cs1* isolée de la cellule *if2* par la cloison oblique *Cl.o1*. (cf. fig. 10). Contiguë à celles-ci, une cellule prismatique 1 représente l'initiale du bourgeon *ib*. La cellule prismatique séparant *S1* et *ib* a déjà subi une cloison péricline 2. Cette cloison (2) relativement précoce annonce la ressegmentation qui séparera l'apex du complexe feuille-bourgeon. $\times 300$.

axillaire correspondant (comparer les fig. 26 et 27 de la Pl. 5 et fig. 20 et 33 des Pl. 4 et 6).

2. — LE BOURGEON

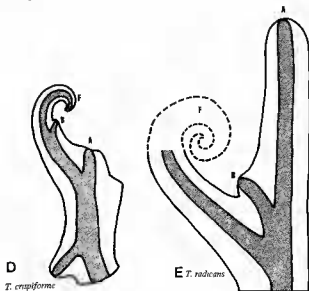
Son apicale produit quelques segments, puis s'arrête de fonctionner. Dans les conditions végétatives normales cet arrêt semble définitif chez la plupart des espèces à tige dressée que nous avons étudiées, sauf chez *T. crispiforme*. Chez les espèces rampantes, l'arrêt est parfois transitoire, le bourgeon pouvant donner lieu à une ramification. Chez *T. crispiforme*, *T. radicans* et *T. giganteum* des initiations de complexes latéraux ont pu être observées sur des bourgeons axillaires, en plusieurs points de l'axe principal.

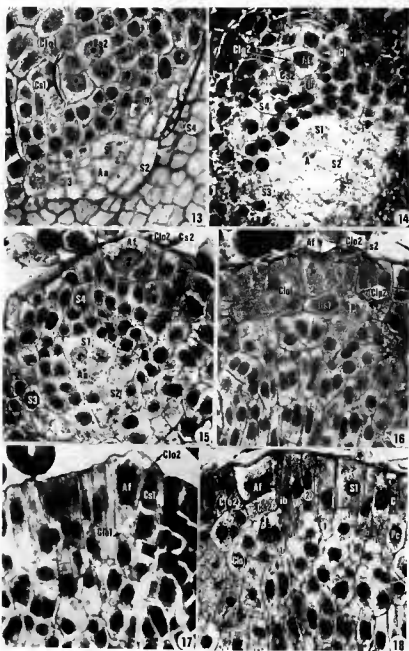
3. — LE COMPLEXE LATÉRAL

Le fonctionnement des apicales latérales éloigne la jeune ébauche foliaire de celle du bourgeon. Les bases procambiales de leurs segments respectifs constituent les stèles divergentes du bourgeon et de la feuille (fig. C).

On remarque une variabilité spécifique (et intraspécifique chez *T. radicans*) dans le développement relatif du complexe latéral et de l'axe principal. Les figures 35 et 36 illustrent deux cas extrêmes :

— L'apex de *T. crispum* (Pl. 7, fig. 25) présente des complexes latéraux très peu développés et néanmoins éloignés de l'apicale d'axe. La stèle commune de chaque complexe latéral se raccorde en profondeur à celle de l'axe principal.





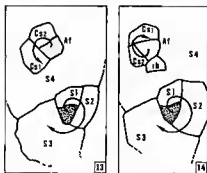
— Au contraire, chez *T. radicans* (Pl. 8, fig. 36), la feuille et le bourgeon s'éloignent l'un de l'autre en même temps que l'ensemble du complexe latéral se sépare de l'apex.

Au stade adulte, on obtient dans le premier cas, un bourgeon apparemment inséré sur la base du pétiole (Fig. D) et dans le deuxième cas, le bourgeon est axillaire, et parfois même semble porté par l'axe, en avant de la feuille (Fig. E). *T. radicans* peut présenter tous les cas, dans un éventail de variabilité plus restreint. L'histogénèse, étudiée au niveau apical, permet de préciser que dans tous les cas, ce bourgeon est ontogéniquement axillaire.

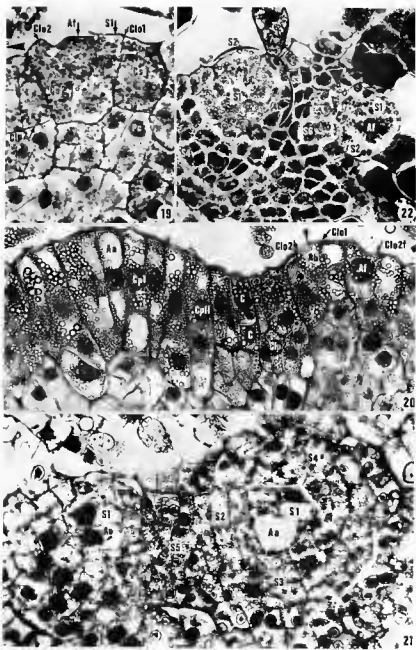
III. — INITIATIONS SUCCESSIVES DES COMPLEXES LATÉRAUX

1. — POSITION DE LA FEUILLE DANS LE SEGMENT

Il a déjà été souligné que l'initiation latérale, à un stade donné, se situe dans la partie médiane postérieure d'un segment donné pour une espèce considérée. Il y a donc une relation directe entre segmentation apicale et initiation latérale.



Pl. 3. — 13, *T. radicans*, C.T. : initiation de feuille à 80 μ de l'apicale d'axe, dans le segment S4 (m = mitose située entre l'apex et l'initiation). La cellule sœur Cs1 est déjà divisée. L'apicale de feuille est individualisée : elle est tétraédrique à ce stade. Apex dextre. \times 300; 14, *T. radicans*, C.T. : même stade que dans la fig. 13, observé sur un autre apex. Une cellule *ib*, distincte par son noyau peu chromatique, semble devoir être à l'origine du futur bourgeon axillaire. Apex dextre. \times 300; 15, *T. radicans*, C.T. : initiation foliaire située à 100 μ de l'apicale d'axe, dans un segment S4, plus âgé que les segments correspondants des fig. 13 et 14. (Noter que le segment S1 s'est divisé). Les cellules portantes de l'apicale de feuille sont également recloisonnées. Apex dextre. \times 300; 16, *T. radicans*, C.L. tangentielle : l'apicale de feuille Af est à 80 μ de l'apicale d'axe. La cloison oblique Cl. ol. dont on voit la base de face, arrive au niveau des cloisons péricleines 2 des cellules prismatiques II voisines. La cloison oblique Cl. o2, vue de profil, repose sur la cloison oblique Cl. ol. \times 300; 17, *T. radicans*, C.L. oblique : l'apicale de feuille Af est à 90 μ de l'apicale d'axe. (La coupe n'est pas rigoureusement radiale, cf. fig. 12.) L'apicale de feuille Af est à 90 μ . L'initiale du bourgeon *ib*, contiguë à celle-ci, n'a encore subi que sa première cloison péricleine. On peut voir une cloison péricleine 2 entre le complexe feuille-bourgeon et l'apex. \times 300.



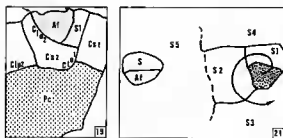
2. — PHYLLOTAXIE

Toute initiation est émise à 120° de la précédente (Pl. 2, fig. 11) et diverge ensuite. Chez *T. radicans*, cette divergence va atteindre près de 180° au cours du développement. Cette espèce paraît ainsi distique au stade adulte. Par contre, le jeune sporophyte a une phyllotaxie spiralee.

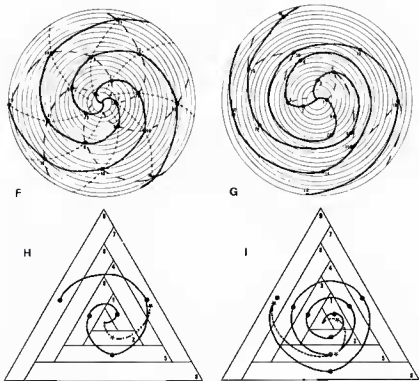
La phyllotaxie a été établie pour un certain nombre d'échantillons dressés ou prostrés, à partir d'observations effectuées à la loupe binoculaire. Une grande variabilité peut être rencontrée au sein d'une même espèce, voire sur un même échantillon. Les échantillons à croissance régulière admettent plusieurs systèmes de spirales phyllotaxiques (Fig. F). D'autres présentent des irrégularités de croissance, et par suite, une phyllotaxie variable (Fig. F, G, H, I).

Un seul système reste applicable à tous les cas et à toutes les espèces observées : celui des 3 spirales phyllotaxiques. Il convient également à toutes les autres fougères que nous avons pu étudier directement, ainsi qu'aux espèces décrites dans les publications antérieures (à l'exclusion des fougères distiques au niveau de l'initiation apicale).

Ce système phyllotaxique, ainsi que la divergence observée entre deux initiations successives, incitent à nouveau à établir une relation entre la segmentation de l'apicale trifaciale et l'initiation latérale.



Pl. 4. — 19, *T. metifolium*, C.L. oblique : l'apicale de feuille *Af*, située à 200 μ de l'apicale d'axe (flèche) a produit son premier segment *S*. Il repose sur la 2^e cloison oblique *Cl* *o*2. La 1^{re} cloison oblique arrive au niveau de la 2^e cloison péricleme *Cl* *p*2 des cellules voisines. \times 300; 20, *T. giganteum*, C.L. radiale : l'apicale de feuille *Af*, située à 215 μ de l'apicale d'axe, a produit son premier segment *S*1. Contrairement à ce qui a été observé chez les autres espèces, on peut constater ici un développement presque synchrone de la feuille et du bourgeon, au moins dans leurs premiers stades. L'apicale de bourgeon *Ab* est nette (flèche), entre ses deux cellules sœurs (voir plus loin : initiation du bourgeon). \times 300; 21, *T. metifolium*, C.T. : l'apicale de feuille *Af* qu'on a pu identifier ici à l'aide des coupes sous-jacentes, a émis son premier segment *S*. Elle est située à 160 μ de l'apicale d'axe, dans le segment *S*5. Apex dextre. \times 300, 22, *T. radicans*, C.T. : l'apicale de feuille *Af* située à 115 μ de l'apicale d'axe, a émis deux segments *S*1 et *S*2. Une zone privilégiée est cytologiquement distincte à l'emplacement du bourgeon axillaire (flèche), mais rien, dans le cloisonnement des cellules, ne laisse prévoir son initiation. Les coupes sérieuses sous-jacentes permettent de constater que les deux premiers segments de la feuille ne sont pas joints du côté abaxial du primordium. Apex dextre. \times 300.



— *T. crispiforme* ; F, échantillon à croissance régulière. Les systèmes phyllotaxiques à 3, 5 et 8 spires sont représentés ; G, échantillon à croissance irrégulière (phyllotaxie normale des feuilles 1 à 7 et 11 à 22; phyllotaxie très lâche des feuilles 7 à 11). Deux des spires du système phyllotaxique à 5 spires ont été représentées (tirets) ; H, apex normaux : les spires d'initiation et de segmentation tournent en sens inverse : — initiation tous les 2 segments, - - - initiation tous les 5 segments, etc. ; I, apex faisant exception : les spires d'initiation et de segmentation tournent dans le même sens : — initiation tous les segments, - - - initiation tous les 4 segments, etc.

3. — SÉQUENCE D'INITIATION DES COMPLEXES LATÉRAUX ET SEGMENTATION APICALE

1. On peut imaginer une ligne spirale passant par les complexes latéraux successifs dans leur ordre d'apparition : *La spirale d'initiation*. De même, la *spirale de segmentation* passe par les segments successifs de l'apicale d'axe, *sauf exception, ces deux spirales tournent en sens inverse*.

2. Chez les espèces à feuilles rapprochées (c'est-à-dire toutes celles observées ici, sauf *T. radicans*) et dans le cas d'une initiation très précoce, il est possible de situer les deux derniers complexes latéraux formés dans les segments apicaux. On a ainsi pu constater qu'un segment sur deux était porteur de complexe latéral (Pl. 2, fig. 11), *sauf exception*.

Chez *T. radicans*, plusieurs segments séparent deux initiations successives. Leur nombre n'a pu être déterminé au niveau apical. Sauf exception, les spires d'initiation et de segmentation tournent en sens inverse.

Les apex faisant exception pour les deux phénomènes analysés ci-dessus (c'est-à-dire sens respectif de rotation des spirales et rythme d'initiation) sont les mêmes (Pl. 8, fig. 37 et 38).

Les figures H et I résument les deux situations :

— Dans le cas des apex « normaux », tout se passe comme si l'initiation d'un complexe latéral ayant eu lieu dans un segment n , le complexe suivant étant initié dans le segment $n + 2$ (ou bien dans la même direction, au bout de x tours de segmentation de l'apicale, chez *T. radicans*).

— Dans le cas des apex faisant exception, tout se passe comme si l'initiation d'un complexe latéral ayant eu lieu dans un segment n , le complexe suivant était initié dans le segment $n + 1$ (ou bien dans la même direction, au bout de x tours de segmentation de l'apicale chez *T. radicans*).

Les sens relatifs de rotation des spires d'initiation et de segmentation sont l'expression d'une émission rythmique par l'apicale d'axe, de segments « vides » et de segments porteurs de complexes latéraux.

La relation directe entre segmentation apicale et initiation foliaire est ainsi démontrée.

DISCUSSION

I. — FONCTIONNEMENT APICAL

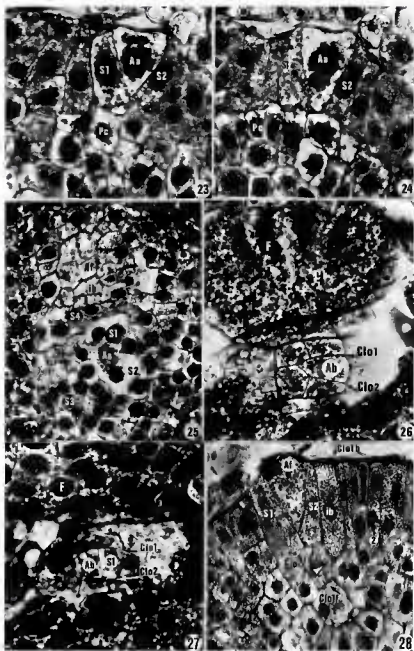
I. — DIVISION DE L'APICALE

WHITE (1971), après une récapitulation des travaux récents, souligne les difficultés rencontrées dans l'interprétation du fonctionnement apical des Fougères. Les résultats énoncés par les auteurs sont en effet souvent contradictoires.

Le rôle histogène de l'apicale tétraédrique, proposé dès 1845 par NAEGELI, est admis et parfois même démontré par de nombreux auteurs ultérieurs (HOFMEISTER, 1857; HANSTEIN, 1865-1866; VAN TIEGHEM, 1884; CAMPBELL, 1905; BOWER, 1922; SCHUEPP, 1926; BARTOO, 1930; CROSS, 1931; WARDLAW, 1944; GOLUB et WETMORE, 1948; etc.).

En 1953, BUVAT et LIARD introduisent la notion d'apicale quiescente, chez *Equisetum*, notion fondée sur des critères cytologiques. Des travaux approfondis vont alors essayer de définir de façon plus précise le véritable rôle de l'apicale.

L'apicale tétraédrique reste toujours considérée comme un élément histogène par WARDLAW (1956 sqq.), BONNET (1956), GIFFORD (1960), DASANAYAKE (1960), GOTTLIEB et STEEVES (1961), HAGEMANN (1964), SOMA (1966), BELL et PRITCHARD (1968), CHIANG (1972), etc. Par contre, elle n'est pas histogène pour D'AMATO et AVANZI (1965 sqq.), SOSSOUNTZOV (1965 sqq.), MICHAUX (1968, 1970 et 1971, chez le sporophyte adulte). Les résultats obtenus par ces derniers auteurs confirment l'état physio-

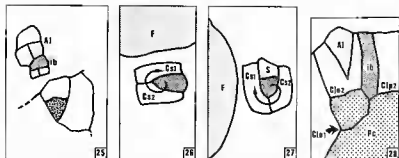


logique particulier des apicales et de leurs dérivées, ainsi que leur faible activité mitotique. Le seul argument réellement important conduisant à nier le rôle véritablement histogène à l'apicale des Ptéridophytes paraît être celui de son endopolyplôidie. Il nous semble toutefois discutable : d'une part, les deux issues possibles d'une telle constatation (sporophyte adulte polyplôide, ou bien initiale inerte) sont aussi peu satisfaisantes l'une que l'autre. D'autre part, NOESKE (1971) démontre le caractère aléatoire du test histochimique de FEULGEN, en fonction de l'état physiologique des cellules : l'intensité de la coloration n'est pas toujours représentative de la quantité d'ADN que renferme un noyau donné.

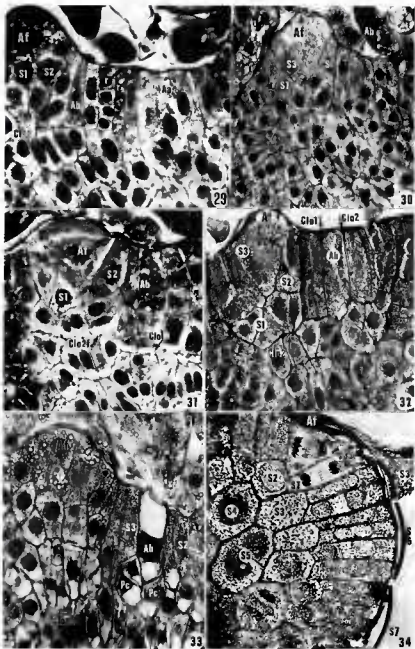
Chez *Trichomanes*, l'apicale tétraédrique se trouve au centre et à l'origine d'un complexe de segments très régulièrement recloisonnés. Son rythme de division est, comme nous l'avons montré, en relation avec le degré de recloisonnement des segments qui en dérivent. Bien que relativement peu fréquente, cette division apicale est la source constante de toute production cellulaire dans l'apex.

Chez les Bryophytes, l'apicale tétraédrique peut se diviser jusqu'à une fois par jour en période de végétation optimale dans la nature (BERTHIER et HEBANT, communication personnelle).

Par ailleurs, HEBANT (1973) observe une polarité cytologique lors de la division de l'apicale chez *Polytrichum commune*. Cette polarité se



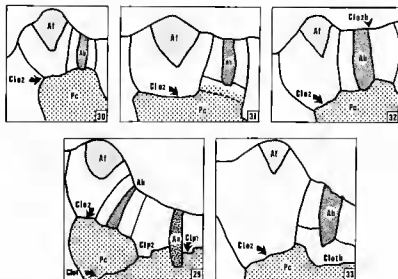
Pl. 5. — 23 et 24, *T. meifolium*, C.L. tangentielle : deux coupes sérées successives permettent de voir l'apicale de feuille *Af*, située à 200 μ de l'apicale d'axe. L'apicale foliaire est encadrée par ses deux premiers segments, non joints dans leur partie distale (fig. 24). Ces deux segments reposent très nettement à la surface de la 2^e cloison oblique (2). \times 300; 25, *T. radicans*, C.T. passant à 20 μ en dessous du niveau de la fig. 14 : l'initiale du bourgeon axillaire est une cellule prismatique moins recloisonnée anticielinalement que ses voisines. Cette initiale *ib* est située entre l'apicale de feuille et l'apicale d'axe. \times 300; 26, *T. crispum*, C.T. : l'initiale du bourgeon axillaire a subi les deux cloisonnements obliques qui isolent l'apicale *Ab*. Le bourgeon axillaire sera dextre (cf. le même échantillon fig. 6 = apex dextre). Il est situé à 260 μ de l'apicale d'axe, à la base d'une feuille déjà constituée de 4 segments. \times 450; 27, *T. crispum*, C.T. : l'apicale du bourgeon est isolée et a donné son premier segment *S1*. Le bourgeon axillaire est dextre, comme l'apex principal (cf. fig. 7), même échantillon. Il est situé à 300 μ de l'apicale d'axe, à la base d'une feuille déjà très développée. (La feuille évolue très vite après son initiation, contrairement au bourgeon axillaire correspondant). \times 450; 28, *T. radicans*, C.L. oblique : l'initiale du bourgeon a subi sa première cloison oblique *Cl. o1*. Celle-ci aboutit au-dessus du niveau de la première cloison oblique foliaire (flèche). La feuille comporte deux jeunes segments *S1* et *S2* peu recloisonnés qui reposent sur la 2^e cloison oblique foliaire *Cl. o2*. L'initiale du bourgeon *ib* est située à 90 μ de l'apicale d'axe. \times 300.



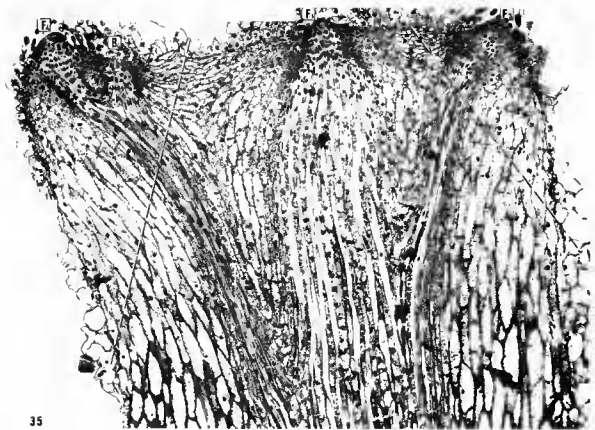
traduit par une densité cytoplasmique plus forte du côté opposée à l'émission du futur segment. On peut constater une polarité comparable dans une apicale de racine en division, chez la Fougère *Lygodium smithianum* Pr. (HEBANT, 1969, fig. 264).

2. — ÉVOLUTION DES SEGMENTS ISSUS DU FONCTIONNEMENT APICAL

a) C'est essentiellement sur coupes transversales que l'évolution des segments issus du fonctionnement apical peut être discernée. Les figures de coupes transversales d'apex montrant la segmentation sont malheureusement très rares dans les travaux antérieurs, et particulièrement chez ceux concernant les Fougères à symétrie axiale et à phyllotaxie spiralee.



Pl. 6. — 29, *T. radicans*, C.L. radiale : le bourgeon est situé à 80 μ de l'apicale d'axe, à la base d'une feuille comportant 2 segments. L'apicale *Ab* de ce bourgeon est située au niveau de la 2^e cloison oblique foliaire *Cl. o2*. Un début de ressegmentation *r* est visible entre le complexe latéral et l'apex. \times 300; 30, *T. cupressoides*, C.L. radiale : l'apicale du bourgeon *Ab*, située à 170 μ de l'apicale d'axe, est maintenant individualisée. Elle a produit son premier segment, non visible ici. La feuille axillante a 3 segments. \times 300; 31, *T. pinnatum*, C.L. oblique : l'apicale du bourgeon est individualisée. La feuille a deux segments. (L'apex étant ici abimé, il n'a pas été possible de préciser sa distance au complexe latéral). \times 300; 32, *T. radicans*, C.L. radiale : l'apicale du bourgeon *Ab* a émis son 1^{er} segment (non visible ici). La cloison oblique *Cl. o2b* du bourgeon aboutit au même niveau que la cloison foliaire correspondante. L'apicale de feuille a émis 3 segments. Noter les recloisonnements *r* qui séparent le complexe latéral de l'apex. Ce dernier est situé à 160 μ du bourgeon. \times 300; 33, *T. giganteum*, C.L. oblique : le bourgeon a 600 μ de l'apex (cf. le même échantillon, fig. 20) à 3 segments (seuls S2 et S3 sont visibles ici). La feuille comporte 5 segments. Elle se développe donc plus vite que son bourgeon axillaire (cf. *T. crispum*, fig. 27 et 28). *Pc* = Procambium issu de la base des segments du bourgeon. \times 300; 34, *T. radicans*, C.L. d'une jeune feuille de 200 μ : l'apicale et son dernier segment se divisent de manière synchronique. Dans chaque segment, les cloisons péricleines profondes isolent du procambium. \times 500.



35

Pl. 7. — 35, *T. crispum*, C.L. passant par les feuilles *f1*, *f3* et *f4* : la feuille *f1* est vue de face, avec ses deux premiers segments. La feuille *f4* et son bourgeon axillaire *b4*, de profil, montrent leurs apicales respectives. La coupe ne passe que par les tissus conducteurs du complexe latéral 3, et par une portion de la feuille *f3*. — Remarquer : la rapide élévation des stèles à 250 μ environ sous la surface du « plateau apical » ; le faible développement du complexe latéral par rapport à celui de l'axe, ainsi que la taille de la feuille par rapport à celle du bourgeon. — Comparer avec la fig. 36. Le pointillé permet d'évaluer la partie « détachée de l'axe » au stade adulte, en morphologie externe : le bourgeon paraît alors inséré sur le pétiole, à sa base. $\times 70$.

KLEIN (1884) dessine cette segmentation chez quelques Polypodes, Fougères à apicale tétraédrique et à phyllotaxie distique (seuls les segments dorsaux sont porteurs de feuilles). Sur ce matériel, la première cloison anticline n'est pas toujours radiale, contrairement à ce qui a été vu chez *Trichomanes*. De plus, KLEIN observe une grande variabilité dans la segmentation (toutefois, ses dessins, le plus souvent partiels, ne permettent pas toujours d'en juger avec suffisamment de précision; dans les meilleurs cas, cette segmentation paraît tout à fait homologue à celle observée chez *Trichomanes*. Notons que nous ne sommes pas toujours en accord avec la délimitation des segments donnée par KLEIN).

BOWER (1935) montre deux schémas (d'après les photos de LANG) des apex de *Dryopteris filix-mas* et *Osmunda regalis*, où l'on peut voir les derniers segments émis entourant l'apicale tétraédrique, ainsi que l'emplacement des ébauches foliaires.

Nous avons pu également situer les trois premiers segments sur les figures de HAGEMANN (1964) (*Asplenium ruta-muraria*), de VINDT-BALGUERIE (1971) (*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newmann), et de MICHAUX (1971) (*Pteris cretica* L.).

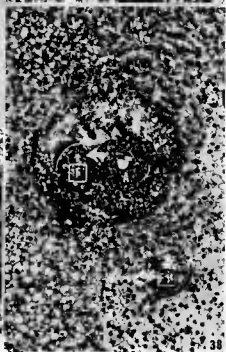
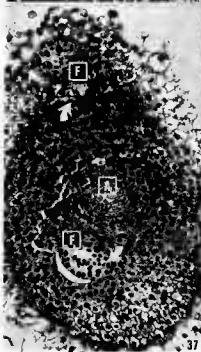
b) En coupe longitudinale, le cloisonnement péricline profond des premiers segments constitue l'une des caractéristiques essentielles du fonctionnement apical. La plupart des auteurs l'ont décrit ou figuré dans leurs illustrations (par exemple VAN THIEGHEM (1884) chez *Nephrolepis davalloides*, CAMPBELL (1905) chez *Adiantum emarginatum*, SCHNEIDER (1913) chez *Pilularia globulifera*, BARTOO (1929) chez *Schizaea pusilla*, BARCLAY (1931) chez *Selaginella willdenowii*, CROSS (1931) chez *Osmunda cinnamomea*, JOHNSON (1933) chez *Pilularia minuta*, BOWER (1922, 1935) chez les Fougères monostéliques, FRAZER (1946) chez *Dryopteris aristata*, WARDLAW (1956) entre autres chez *Asplenium nidus*, BIERHORST (1971) chez *Polypodium peroussum*, ALBERTIS et PAOLILLO (1972) chez *Adiantum capillus veneris*). Nous avons pu également le retrouver sur les figures de VLADESCO (1934) chez *Gymnogramma sulphurea* (plantule), de SOSSOUNTZOV (1965 sqq.) chez *Marsilea drummondii*, d'ESPAGNAC (1971) chez *Nephrolepis biserrata* et de MICHAUX (1971) chez *Pteris cretica*.

Il faut remarquer que la segmentation, en coupe longitudinale, a été surtout étudiée chez les Filicinées à tige grêle et à croissance rapide où elle est le plus facilement décelable.

Comme on peut le constater, les premiers cloisonnements décrits chez *Trichomanes* paraissent généralisables à l'ensemble des Filicinées. Dans certains cas particuliers où la zone centrale (= ensemble des stèles + moelle) est proportionnellement très large, il est possible que plus de deux cloisons périclines profondes séparent cette zone du cortex, à l'intérieur des cellules prismatiques.

De même que chez les Ptéridophytes, chez les Bryophytes la première cloison de chaque segment est péricline, et isole les tissus centraux (LEITGEB, 1868 et suivants : voir la mise au point de BERTHIER, 1972).

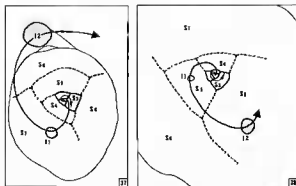
c) Le cloisonnement péricline profond des segments est à l'origine de la zonation décrite de façon classique dans les apex de Fougères. Ce



cloisonnement nous paraît fondamental en ce qui concerne *les potentialités des cellules prismatiques*. Contrairement à l'opinion de CLOWES (1961), l'apicale d'axe n'est pas seule totipotente. Les cellules prismatiques I conservent les deux potentialités corticales et stélaires (au sens large). Nous reviendrons plus loin sur leur importance lors de toute initiation. Mais soulignons ici le rôle qu'elles peuvent jouer dans une expérimentation. KUEHNERT et MIKSCH (1964) détruisent l'apicale et une ou deux cellules voisines, laissant intactes la presque totalité des cellules prismatiques I : l'une d'elles prend la relève de l'apicale. Un résultat comparable n'est pas obtenu par WARDLAW (1948) où le traumatisme, beaucoup plus important, semble avoir détruit la totalité des cellules prismatiques I.

3. — VARIATIONS DANS LA STRUCTURE DE L'APEX

La structure d'un apex est essentiellement définie par le devenir des segments issus de la division de l'apicale, et plus particulièrement par le nombre de cellules prismatiques qui entourent cette dernière. Dans le genre *Trichomanes*, ce nombre de cellules prismatiques semble être en relation avec la taille de la stèle. DASANAYAKE (1960) ainsi que GOTTLIEB et STEEVES (1961) soulignent que le nombre de cellules prismatiques augmente, chez l'adulte, alors que l'apicale reste, proportionnellement aux autres cellules, de même taille à tous les stades du développement. Par contre, pour WARDLAW (1948) qui a étudié différents groupes, beaucoup d'apex de grandes formes sont une réplique géante de ceux des petites formes.



Pl. 8. — 36, *T. radicans*, C.L. : passant par les apicales d'axe *Au*, de feuille *Af* et de bourgeon *Ab* Contrairement à ce qui est observé chez *T. crispum* (fig. 35), le développement rapide du complexe latéral, dès son émission (et tout particulièrement celui de la feuille), conduit ici, au stade adulte, à un bourgeon tout à fait axillaire en morphologie externe (pointillé). $\times 100$; 37, *T. crispum*, C. T. : même apex que dans les fig. 7 et 28. Cet apex est dextre, ainsi que ses bourgeons axillaires. La spirale d'initiation est également dextre. On peut raisonnablement évaluer qu'il n'y a pas de segment « vide » entre ceux correspondant aux deux feuilles visibles. $\times 80$; 38, *T. meifolium*, C.T. : même apex que dans la fig. 21. Cet apex est senestre. La spirale d'initiation est également senestre. On peut raisonnablement évaluer qu'il n'y a pas de segment « vide » entre ceux correspondant aux deux feuilles visibles. $\times 100$.

Ainsi la structure de l'apex ne serait pas en relation simple avec la taille de la stèle édifiée par le méristème.

De même que WARDLAW (1956), nous avons pu remarquer que, dans les apex dormants, le recloisonnement des cellules prismatiques est beaucoup plus avancé que dans les apex actifs.

II. — INITIATIONS

1. — LES INITIALES

Un seul auteur, à notre connaissance, a décrit de façon précise l'initiation foliaire chez une Fougère : BARTOO (1930) chez *Schizaea pusilla*. Cette Fougère émet une feuille par segment, de même que *Ceratopteris thalictroides* (KNY, 1875). L'initiation a lieu dans une cellule prismatique où les cloisons anticlines sont remplacées par deux cloisons obliques, ceci paraît être aussi le cas chez *Pilularia minuta* et *Pilularia globulifera* (JOHNSON, 1934 et BONNET, 1955), ainsi que chez *Ceratopteris thalictroides* (HAGEMANN, 1964).

Plusieurs auteurs estiment que la feuille prend son origine dans le massif apical de cellules prismatiques (à partir d'une cellule ou de plusieurs, suivant les espèces étudiées) : HOFMEISTER (1862), BOWER (1922), FRAZER (1946), WARDLAW (1946, sqq.), CUTTER (1956), DASANAYAKE (1960), GOTTLIEB et STEEVES (1961), etc. Le stade de l'initiation n'étant jamais précisé, ceci n'est pas en contradiction avec les observations résumées ci-dessus. Par contre, la contradiction nous paraît totale avec certains auteurs qui considèrent l'initiation foliaire comme un « processus rapide et superficiel » ... « au niveau de la région méristématique, épaissie par une activité péricline » (= anneau initial)... « à partir d'une cellule superficielle... (qui) double de volume... » (MICHAX, 1971; voir également HAGEMANN, 1964, et SOSSOUNTZOV, 1965 sqq.).

Toute initiation décelée à ses premiers stades, est caractérisée par son origine dans une cellule prismatique I (donc très proche de l'apicale), qui subit un *reclloisonnement retardé* par rapport à celui des cellules qui l'entourent (cf. aussi BARTOO, 1929; BONNET, 1956; etc.).

Dans l'illustration de SMITH (1966), on peut voir, chez l'hépatique *Symphogyna* sp., une initiale non recloisonnée, distale dans le 3^e segment, contiguë à sa cellule sœur-proximale et très ressegmentée.

A propos de l'initiation du bourgeon chez les Mousses, BERTHIER précise qu'elle a lieu dans une cellule qui « échappe provisoirement aux mitoses accélérées des cellules voisines » (BERTHIER, 1972; HEBANT et BERTHIER, 1972).

Chez les Fougères, comme chez les Bryophytes, les initiales contiguës de feuille et de bourgeon reposent sur la cloison péricline I (l'unique chez les Bryophytes (LITGEB, 1868).

Enfin, il nous paraît intéressant de souligner avec BARTOO (1930), que les racines sont initiées dans une cellule privilégiée au niveau de la cloison péricline 2, donc pas plus profondément en fait que les initiales de feuilles.

2. — L'INDIVIDUALISATION DE L'APICALE FOLIAIRE

KLEIN (1884) est le seul auteur à l'avoir montrée en coupe transversale. Le cloisonnement péricleine oblique n'est pas représenté de façon précise. L'auteur souligne que l'apicale de feuille montre un stade transitoire à 3 faces de segmentation.

CONARD (1908) précise que, lors de son initiation, l'apicale de feuille passe par un stade à 4 faces de segmentation, puis 3, puis 2.

Enfin, BARTOO (1930) montre une apicale de feuille récemment isolée qui repose sur sa base quadrangulaire au niveau de la deuxième cloison péricleine.

Les descriptions de ces trois auteurs coïncident tout à fait avec ce qui a pu être observé chez *Trichomanes*:

— la mise en place de la première cloison anticline oblique correspond au stade à 4 faces de segmentation;

— la mise en place de la deuxième cloison anticline correspond au stade à 3 faces de segmentation;

— l'apicale de feuille ainsi isolée devient bifaciale lors de l'émission de ses deux premiers segments. Elle peut également fonctionner longtemps avec 3 faces de segmentation chez l'Osmonde, ou bien devenir lenticulaire chez *Selizaea* (BARTOO, 1930), *Trichomanes* (HELM, 1935), etc.

Nous avons pu reconnaître différents stades de cette initiation dans les illustrations de divers travaux récents, en raison de la forme particulière de « l'apicale foliaire », et du niveau caractéristique de son insertion : chez *Pilularia minuta* (JOHNSON, 1934), *Dryopteris aristata* (FRAZER, 1946 et CUTTER, 1956), *Cyathea manniana* (WARDLAW, 1948), *Pteridium aquilinum* (DASANAYAKE, 1960), *Dryopteris dilatata* (WARDLAW, 1965), *Pteris cretica* (adulte et jeune) (MICHAUX, 1971), etc.

Les modalités de l'initiation foliaire qui viennent d'être décrites nous paraissent généralisables, au moins à tous les cas où une seule cellule est à son origine.

3. — LES BOURGEONS

La mise en place du bourgeon (= cellule prismatique I) est contemporaine de celle de la feuille chez *Trichomanes*, ainsi que chez *Pteridium aquilinum* (DASANAYAKE, 1960) et chez *Pilularia* (SCHNEIDER, 1913, sqq.). Il en est de même chez certains Végétaux supérieurs (NEVILLE, 1968, ESPAGNAC et NEVILLE, 1969, etc.).

Selon BONNET (1955), l'initiation du bourgeon (= reclouisonnement oblique de la cellule prismatique I) est antérieure à celle de la feuille chez *Pilularia*. Elle lui est postérieure chez toutes les autres Ptéridophytes qui ont été étudiées, ainsi que chez les Bryophytes (BERTHIER, 1972).

Le développement de la feuille est plus rapide que celui du bourgeon, dans tous les cas.

4. — LA MÉGAPHYLLE EST-ELLE UN AXE MODIFIÉ?

Cette hypothèse, très souvent avancée, repose sur de nombreux faits. Les Fougères fournissent les principaux arguments en sa faveur.

Un rapprochement avec les Bryophytes nous semble intéressant de ce point de vue.

Chez les Mousses, trois cloisons obliques isolent l'apicale du bourgeon, qui est située dans la partie *abaxiale* du segment. Dès la première de ces cloisons, le sens de rotation du rameau latéral est déterminé ; il est *anti-drome* par rapport à l'axe qui le porte (LEITGEB, 1868).

De même, la feuille de *Trichomanes* est isolée dans la partie *abaxiale* du segment, par deux cloisons obliques *antidromes* à l'apicale de l'axe principal.

Enfin, les bourgeons des Mousses, de même que les feuilles de Fougères, apparaissent de façon rythmique dans les segments issus du fonctionnement apical.

Ces résultats ontogéniques suggèrent un rapprochement entre les bourgeons des Mousses et la feuille des Fougères.

Le stade fugace de l'apicale de feuille à trois faces de segmentation, ainsi que l'existence chez *Osmunda*, d'une apicale foliaire tétraédrique (STEEVES et BRIGGS, 1958) sont en accord avec cette hypothèse. Par ailleurs, une troisième cloison oblique, tératologique semble-t-il, a été observée au cours d'une initiation foliaire chez *Trichomanes*.

La morphologie expérimentale montre en outre que l'induction, dans le sens foliaire, du devenir d'un primordium, ne devient que progressivement irréversible (CUTTER, 1957 et 1965, HICKS et STEEVES, 1966, KUEHNERT, 1967, 1969, etc.).

5. — SIGNIFICATION DE LA STÈLE COMMUNE DU COMPLEXE LATÉRAL.

La stèle commune au bourgeon et à la feuille a été considérée comme étant d'origine caulinaire (voir ci-dessus, § II, Développement du complexe latéral).

Il arrive parfois que le bourgeon avorte. Chez *T. radicans*, s'il avorte très tôt, aucune trace histologique décelable ne subsiste sur la plante adulte (on peut même supposer qu'il n'a pas été initié, dans certains cas). La stèle de la base du pétiole peut alors présenter, dès son émission, soit une symétrie axiale, soit une symétrie bilatérale. On peut émettre l'hypothèse que la présence plus ou moins prolongée de l'initiale ou de l'apicale du bourgeon est responsable des variations observées. La symétrie de la stèle commune serait ainsi déterminée par les apicales sus-jacentes. Quand le bourgeon est présent, l'induction dans le sens d'une symétrie axiale est dominante.

L'origine du procambium de la jeune ébauche foliaire est double, dans tous les cas : caulinaire à sa base, puis foliaire. Ceci est également relevé chez *Pteris cretica* par MICHAUX (1971).

III. — PHYLLOTAXIE

1. — LES TROIS SPIRES PHYLLOTAXIQUES

Le système à 3 spires phyllotaxiques est le seul compatible avec le fonctionnement d'une cellule apicale à 3 faces de segmentation (dans le cas des Fougères à phyllotaxie spiralee).

2. — RÔLE HISTOGÈNE DE L'APICALE D'AXE ET INITIATION FOLIAIRE

L'existence d'une relation entre initiation latérale et segmentation apicale a été niée par plusieurs auteurs : KLEIN (1884), BOWER (1935), HAGEMANN (1964), SOSSOUNTZOV (1965 sqq.), MICHAUX (1971), chez le sporophyte adulte).

Par contre, SCHNEIDER (1913) et CLOWES (1961) considèrent comme possible l'existence d'une telle relation. MICHAUX (1971) attribue un rôle régulateur à l'apicale du jeune sporophyte.

Chez *Trichomanes*, le rôle histogène de l'apicale d'axe a été démontré. Il y a induction rythmique d'initiation foliaire dans les segments qu'elle découpe. Ceci nous paraît généralisable à l'ensemble des Fougères. En particulier, l'antidromie constatée chez *Trichomanes* entre la spire d'initiation foliaire et la spire de segmentation apicale avait déjà été signalée par BOWER (1935) chez *Dryopteris filix-mas* et *Osmunda regalis*. Nous avons pu également la déceler sur l'illustration d'HAGEMANN (1964) relative à *Asplenium ruta muraria*, ainsi que sur celles de MICHAUX (1971) relative à *Pteris cretica* et de VIND-BALGUERIE (1971) relative à *Phyllitis scolopendrium*.

Chez les Mousses, les bourgeons sont mis en place de façon rythmique, dans les segments issus de l'apicale. La spire d'initiation gemmaire et la spire de segmentation apicale sont le plus souvent homodromes (CORRENS, 1899 et BERTHIER, 1965, 1972). L'antidromie des deux spirales d'initiation et de segmentation, qui semble habituelle chez les Fougères, est très rare chez les Mousses (BERTHIER, 1972, chez *Fontinalis*).

Néanmoins, le rôle histogène de l'apicale tétraédrique paraît aussi fondamental chez les Ptéridophytes que chez les Bryophytes.

Je remercie très vivement de leur aide M^{me} LANCIEU, ainsi que MM. HÉBANT, MOISAN, OLDEMAN et SAUVAGE, qui m'ont procuré, ou permis de récolter, la plus grande partie du matériel étudié dans le présent article.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTIS, J. A. et PAOLILLO, D. J. — The concept of incipient vascular tissue in fern apices. *Amer. J. Bot.* 59 (1) : 78-82 (1972).
- AVANZI, S. et D'AMATO, D. — New evidence on the organization of the root apex in Leptosporangiate Ferns. *Caryologia* 20 : 257-264 (1967).
- BARCLAY, B. D. — Origin and development of tissues in stem of *Selaginella willdenowii*. *Bot. Gaz.* 91 : 452-461 (1931).
- BARTOO, D. R. — Origin of tissues of *Schizaea pusilla*. *Bot. Gaz.* 89 : 137:153 (1930).

- BELL, R. T. et PRITCHARD, H. N. — Histochemical observation on the apical meristem of *Equisetum arvense*. Proc. Pa. Acad. Sci. **42** : 23-27 (1968).
- BERTHIER, J. — Influence du milieu sur la ramification du *Fontinalis antipyretica* L. C. R. Acad. Sci., Paris **260** : 4046-4049 (1965).
- Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des MOUSSES. Rev. Bryol. et Lichenol. **38** : 421-551 (1971-1972).
- BERHORST, D. W. — Morphology of vascular plants. New York, London (1971).
- BONNET, A. — Contribution à l'étude des Hydroptéridées. I. Recherches sur *Pilularia globulifera* L. et *Pilularia mnuta* Dur. La cellule **57** (2) : 131-239 (1955).
- Contribution à l'étude des Hydroptéridées. IV. Commentaires et conclusions générales. Naturalia Monspeliensia **8** : 37-104 (1956).
- BOWER, F. O. — The Ferns, vol. 1, Cambridge (1922).
- Primitive Land Plants. New York (1935).
- BUVAT, R. et LIARD, O. — Interprétation nouvelle du fonctionnement de l'apex d'*Equisetum arvense*. C. R. Acad. Sci., Paris **237** : 88-90 (1953).
- CAMPBELL, D. H. — The structure and development of Mosses and Ferns, London (1905-1925, 3^e éd.).
- CHIANG, S. — The time of mitosis in the root apical cell of *Ceratopteris pteridoides*. Taiwania **17** (1) : 14-26 (1972).
- CLOWES, F. A. L. — Apical meristems. Oxford (1961).
- CONARD, H. S. — The structures and life-history of the hay-scented Fern. Carnegie Inst. Washington, Publ. n° 90 (1908).
- CORRENS, C. — Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen der Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener. 385-410 (1899a).
- CROSS, G. L. — Meristems in *Osmunda cinnamomea*. Bot. Gaz. **91** : 65-76 (1931).
- CUTTER, E. G. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 33. The experimental induction of buds from leaf primordia in *Dryopteris aristata* Druce. Ann. Bot. London N.S. **20** : 143-165 (1956).
- Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 36. Further experiments on the developmental potentialities of leaf primordia in *Dryopteris aristata* Druce. Ann. Bot. London, N.S. **21** : 343-372 (1957).
- Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. Bot. Rev. **31** (1) : 7-113 (1965).
- CUTTER, E. G. et VOELLER, B. R. — Changes in leaf arrangement in individual fern apices. Lin. Soc. London Jour. Bot. **56** : 225-238 (1959).
- D'AMATO, F. et AVANZI, S. — DNA Content, DNA synthesis and mitosis in the root apical cell of *Marsilea strigosa*. Caryologia **18** : 383-394 (1965).
- The shoot apical cell of *Equisetum arvense*, a quiescent cell. Caryologia **21** (1) : 83-89 (1968).
- DASANAYAKE, M. D. — Aspects of morphogenesis in dorsiventral Fern, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Ann. Bot. London, N.S. **24** : 317-329 (1960).
- ESPAGNAC, H. — Les axes polymorphes de *Nephrolepis biserrata*. Analyse expérimentale du déterminisme de leurs structures. These, Orsay (1971).
- ESPAGNAC, H. et NEVILLE, P. — Feuilles et aisselles doubles chez *Olea europaea* L. Bull. Soc. Bot. Ft. **116** : 57-70 (1969).
- FRAZER, H. L. — Seasonal changes in the shoot apex of *Dryopteris aristata*. Ann. Bot. London, N.S. **10** : 391-408 (1946).
- GIFFORD, E. M. — Incorporation of H³-thymidine into shoot and root apices of *Ceratopteris thalictroides*. Amer. J. Bot. **47** : 834-837 (1960).
- GOLUB, S. J. et WETMORE, R. H. — Studies of development on the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I. The shoot apex. Amer. J. Bot. **35** : 755-767 (1948).
- GOTTLIEB, J. E. et STEEVES, T. A. — Development of the bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. III. Ontogenetic changes in the shoot apex and in the pattern of differentiation. Phytomorphology **2** : 230-242 (1961).
- HAGEMANN, W. — Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Farnsprosses I. Morphogenese und Histogenese am Sprossscheitel Leptosporangiaten Farne. Beitr. Biol. Pflanzen. **40** : 27-64 (1964).
- HANSTEIN, J. — Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marsilea*. Jahrb. wiss. Bot. **4** : 197-260 (1865-1866).

- HEBANT, Ch. — Observations sur le phloème de quelques Filicinaées tropicales. *Naturalia Mompeliensia* **20** : 135-196 (1969).
- Studies on the development of the conducting tissue-system in the gametophytes of some Polytrichales I. Miscellaneous notes on apical segmentation, growth of gametophytes, and diversity in histo-anatomical structures. *J. Hattori Bot. Lab.* **37** : 211-227 (1973).
- HÉBANT, Ch. et BERTHIER, J. — La ramification et ses conséquences anatomiques dans la tige aérienne feuillée des Polytrichales (étude morphogénétique et histologique de quelques espèces appartenant aux genres *Polytrichum*, *Pogonatum* et *Dendroligotrichum*). *Rev. Bryol. et Lichenol.* **38** : 177-240 (1971-1972).
- HÉBANT-MAURI, R. — Le genre *Trichomanes* L. (Fougères leptosporangées). *Adansonia*, ser. 2, **12** (3) : 469-495 (1972).
- HELM, J. — Anlage und Entwicklung des Blattes von *Trichomanes bimarginatum*. *Planta* **23** : 442-473 (1935).
- HICKS, G. S. et STEEVES, T. A. — In vitro morphogenesis in *Osmunda cinnamomea*. The role of the shoot apex in early leaf development. *Can. J. Bot.* **47** : 575-580 (1969).
- HOFMEISTER, W. — Beiträge zur Kenntniss der Gefäßskryptogamen. *Abh. Kaiserl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig* **3** : 603-682 (1857).
- On the germination, development, and fructification of the higher Cryptogamia. *Proc. Roy. Soc. London* (1862).
- JOHNSON, D. S. — Structure and development of *Pilularia minuta* Durieu. *Bot. Gaz.* **95** : 104-127 (1934).
- KLEIN, L. — Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkte dorsiventraler Farn. *Bot. Zeit.* **37** (41) : 577-649 (1884).
- KNY, L. — Entwicklung der Parkeriaceen dargestellt an *Ceratopteris thalictroides*. *NOVA ACTA Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur.* **37** (4) (1875).
- KUEHNERT, C. C. — Developmental potentialities of leaf primordia of *Osmunda cinnamomea*. I. The influence of determined leaf primordia on undetermined leaf primordia. *Can. J. Bot.* **45** : 2109-2113 (1967).
- II. Further studies on the influence of determined leaf primordia on undetermined leaf primordia. *Can. J. Bot.* **47** : 59-64 (1969a).
- III. Studies of effects of homogenized determined leaf primordia on expression-potential undetermined leaf primordia. *Can. J. Bot.* **47** : 65-68 (1969b).
- IV. Expression-potential of undetermined leaf primordia separated by a barrier membrane from undetermined or determined primordia. *Can. J. Bot.* **47** : 69-72 (1969c).
- KUEHNERT, C. C. et MIKSCH, J. P. — Application of the 22,5 Mev deuteron microbeam to the study of morphogenetic problems within the shoot apex of *Osmunda claytoniana*. *Amer. J. Bot.* **51** : 743-747 (1964).
- LEITGE, H. — Wachstum des Stammchens von *Fountainalis*. *Sitz. d. K. Ak. Wiss. Math. Natur* **57** (1) : 308-342 (1868).
- MICHAUX, N. — Étude cytologique du méristème apical du *Pteris cretica* L. *C. R. Acad. Sci., Paris* **267** : 1442-1444 (1968).
- Détermination, par cytophotométrie, de la quantité d'ADN contenue dans le noyau de la cellule apicale des méristèmes jeunes et adultes du *Pteris cretica* L. *C. R. Acad. Sci.* **271** : 656-659 (1970).
- Structure et fonctionnement du méristème apical du *Pteris cretica* L. I. Étude cytologique, histologique et histoautoradiographique. II. Étude cytophotométrique. *Ann. Sci. Nat. (Bot.) Paris* **12** : 17-125 et 147-188 (1971).
- NAEGELI, C. — Wachstumsgeschichte der Laub und Lebermoose. *Zeitschr. f. Wissenschaft. Bot.* **2** : 138-210 (1845).
- NEVILLE, P. — Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. I. Mise en évidence expérimentale de corrélations jouant un rôle dans la morphogenèse et la croissance des bourgeons et des tiges. *Ann. Sci. Nat. (Bot.) Paris* **9** (3) : 433-510 (1968).
- NOESKE, K. — Discrepancies between cytophotometric Feulgen values and desoxyribonucleic acid content. *J. Histochemistry and cyto.* **19** (3) : 169-174 (1971).
- SASS, J. — Botanical microtechnique. *Ames* (1958).
- SCHNEIDER, F. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Marsileaceen. *Flora* **105** : 346-369 (1913).

- SCHÜEPP, O. — Meristem. Stuttgart (1926).
- SMITH, J. — The liverworts *Pallavicinia* and *symphyogyna* and their conducting system. Univ. of California, Public. in Botany 39 : 1-83 (1966).
- SOMA, K. — On the shoot apices of *Dieranopteris dichotoma* and *Diplopteridium glaucum*. Bot. Mag., Tokyo 79 : 551-554 (1966).
- SOSSUNTZOV, I. — Étude morphologique et histologique du sporophyte de la Fougère aquatique *Marsilea drummondii* A. Br., cultivée *in vitro*; structure et fonctionnement de l'apex I. Le sporophyte normal. Rev. Cytol. Biol. végét. 28 : 175-211 (1965).
- Incorporation de précurseurs tritiés des acides nucléiques dans les méristèmes apicaux du sporophyte de la Fougère aquatique, *Marsilea drummondii* A. Br. Rev. Gen. Bot. 76 : 109-156 (1969).
- Étude au microscope électronique de l'apex du bourgeon terminal, chez la Fougère aquatique *Marsilea drummondii* A. Br. Rev. Gen. Bot. 77 : 451-485 (1970).
- Structure et fonctionnement du méristème apical des Ptéridophytes : présent et avenir. Bull. Soc. Bot. Fr. 119 : 341-351 (1972).
- STEEVES, T. A. — On the determination of leaf primordia in ferns. In CUTTER, E. — Trends in Plant Morphogenesis, London (1966).
- STEEVES, T. A. et BRIGGS, W. R. — Morphogenetic studies on *Osmunda cinnamomea*. The origin and early development of vegetative fronds. Phytomorphology 8 : 60-72 (1958).
- VAN TIEGHEM, Ph. — Traité de Botanique. Paris (1884).
- VINDT-BALGUERIE, E. — Contribution à l'étude phyllotaxique de *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newmann. Candollea 26 (1) : 197-214 (1971).
- VLADESCO, A. — Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogène et l'organogène des Fougères leptosporangées. Thèse, Paris (1934).
- VOELLER, B. R. et CUTTER, E. G. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 38. Some observation on spiral and bijugate phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. Ann. Bot. London, N.S. 23 : 391-396 (1959).
- WARDLAW, C. W. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 3. Stelar morphology : The initial differentiation of vascular tissue. Ann. Bot. London, N.S., 8 : 173-187 (1944).
- Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 8. Further observations on bud development in *Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, and species of *Dryopteris*. Ann. Bot. London, N.S. 9 : 117-132 (1946).
- Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 13. On the shoot apex in a tree fern, *Cyathea manniana* Hooker. Ann. Bot. London, N.S. 12 : 371-384 (1948).
- Further experimental observations on the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 233 : 415-451 (1948).
- Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 14. Leaf formation and phyllotaxis in *Dryopteris aristata*. Ann. Bot. London, N.S. 13 : 164-198 (1949).
- Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 28. Leaf symmetry and orientation in Ferns. Ann. Bot. London, N.S. 19 : 389-399 (1956).
- Experimental and analytical studies of Pteridophytes. 34. On the shoot apex of the Bird's Nest Fern, *Asplenium nidus* L. Ann. Bot. London, N.S. 20 : 363-374 (1956).
- Generalization on the apical meristem. Nature, 1787 (1956).
- On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. Amer. J. Bot. 43 : 176-185 (1957).
- The reactivity of the apical meristem as ascertained by cytological and other techniques. New Phytol. 56 : 221-228 (1957).
- Apical organization and differential growth in ferns. J. Linn. Soc. London. Bot. 58 : 385-400 (1963).
- Organization and evolution in Plants. London (1965).
- Morphogenesis in Plants. A contemporary study. London (1968).
- Cellular differentiation in plants and other essays. New York (1970).
- WHITE, R. A. — Experimental studies on the sporophytes of Ferns. Bioscience 21 : 271-275 (1971).

Laboratoire de Cytologie, Cytotaxinomique et Ptéridologie,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
34 - MONTPELLIER.